NEUE STUDIEN

ÜBER

DIE CHROMATINREIFUNG

DER

GESCHLECHTSZELLEN

VON

A. UND K. E. SCHREINER.

IV.

DIE REIFUNG DER GESCHLECHTSZELLEN VON ENTEROXENOS ÖSTERGRENI BONN.

MIT 6 TAFELN.

(Videnskabs-Selskabets Skrifter. Math.-Naturv. Klasse 1907. No. 2.)

UDGIVET FOR FRIDTJOF NANSENS FOND.

KRISTIANIA.

IN COMMISSION BEI JACOB DYBWAD.

A. W. BRØGGERS BUCHDRUCKEREI.

1907.

Fremlagt i Fællesmødet den 9de November 1906.

Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. IV.

Von

A. und **K. E. Schreiner.**

In zwei neulich erschienenen Arbeiten hat Frl. Bonnevie (05, 06) die Entwicklung der Keimzellen von *Enteroxenos* ausführlich geschildert. Ihre Hauptergebnisse über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen dieser parasitischen Schnecke lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

Während der Reifungsperiode findet eine parallele Konjugation der homologen Chromosomen statt. Diese Vereinigung je zweier Chromosomen ist nicht vorübergehend, sondern bleibt durch beide Reifungsteilungen bestehen und führt zuletzt zu einer völligen Verschmelzung der beiden konjugierten Chromosomen. Beide Reifungsteilungen sind Aequationsteilungen, deren Aussehen durch die ungewöhnliche Grösse und durch die Doppelheit der Chromosomen kompliziert wird.

Ein ähnlicher Reifungsprozess wie bei *Enteroxenos* findet sich wahrscheinlich auch bei den übrigen Mollusken und ist auch für andere Tiergruppen keineswegs ausgeschlossen.

Wie man sehen wird, unterscheidet sich der von Bonnevie hier behauptete Reifungsprozess in prinzipieller Hinsicht von der Auffassung, die jetzt, durch zahlreiche neuere Arbeiten begründet, einen immer festeren Boden gewinnt, und nach der eine Reduktionsteilung als ein konstantes Glied der Reifungserscheinungen der Geschlechtszellen eingeht: Während nämlich mit grösster Wahrscheinlichkeit angenommen werden muss, dass die durch eine Reduktionsteilung hervorgehenden Geschlechtszellen eines Individuums die verschiedensten Kombinationen der elterlichen homologen Chromosomen aufweisen, so müssen nach der Auffassung Bonnevie's alle reifen Geschlechtszellen eines Individuums identische Chromosomen-

reihen besitzen[1], indem jedes Chromosom aus den beiden, einander entsprechenden Gliedern der homologen Reihen der früheren Generation zusammengesetzt wird; und während unter Voraussetzung einer Reduktionsteilung die Chromosomen durch die ganze Keimbahn ihre Identität bewahren, so bieten sich nach Bonnevie die Chromosomen der Jungen als Mischprodukte der grosselterlichen Chromosomen dar.

Mit den grossen Übereinstimmungen vor Auge, die uns nicht nur in den gröberen Zügen der Entwicklung der Geschlechtszellen aller lebenden Organismen, sondern auch in den feineren Chromatinveränderungen begegnen, scheint es, wie wir schon früher (06 b—c) hervorgehoben haben, a priori nicht sehr wahrscheinlich, dass sich die Chromatinreifung nach auf analoge Weise verlaufender Konjugation in ihren weiteren Phasen bei verschiedenen Objekten auf prinzipiell verschiedene Weise arten sollte, und man wird wohl erst, wenn jede andere Erklärungsweise ausgeschlossen ist, zu einer solchen Annahme hingewiesen sein.

Wir müssen aber gestehen, dass die Gründe, die Frl. Bonnevie für die Richtigkeit ihrer Auffassung anführt, die grösste Aufmerksamkeit beanspruchen müssen, und dass sich der Reifungsvorgang bei ihrem Objekte, unter Voraussetzung der Richtigkeit ihrer Schilderung, schwerlich auf andere Weise deuten lässt, als sie es getan hat.

Da wir uns zur Aufgabe gemacht haben, über die Frage der Chromatinreifung der Geschlechtszellen, soweit wie möglich, Klarheit zu bringen, und da wir durch unsere früheren Untersuchungen zu der bestimmten Auffassung gelangt sind, dass es nur einen Grundtypus für diesen Reifungsprozess gibt, so haben wir uns dazu verpflichtet gefühlt, die Resultate Bonnevie's durch eigene Untersuchungen zu prüfen, um so mehr als kaum jemand eine günstigere Gelegenheit als wir hatte, sich das Material für eine solche Prüfung zu verschaffen.

Um es gleich zu sagen, unsere Untersuchungen haben uns in den meisten wichtigen Punkten zu anderen Resultaten als denen Bonnevie's geführt, indem sie uns davon überzeugt haben, dass sich die Chromatinveränderungen der Geschlechtszellen von *Enteroxenos* ganz zwanglos unter den von uns aufgestellten Grundtypus der Chromatinreifung einordnen lassen.

---

[1] Auf den Versuch Bonnevie's (06, p. 386) unter Hinweis auf den während der Konjugation wahrscheinlich stattfindenen Stoffaustausch zwischen den Konjuganten diesen Unterschied zwischen ihrem Standpunkt und demjenigen der Anhänger einer Reduktionsteilung wegzuerklären, wollen wir hier nicht eingehen.

Nach dieser Bemerkung können wir uns bezüglich der Beschreibung unserer Befunde kurz fassen.

Die Normalzahl der Chromosomen bei *Enteroxenos* ist, wie wir durch zahlreiche Zählungen haben feststellen können, 42, nicht, wie Bonnevie angibt, 34. Die Grössenverhältnisse und die Paarigkeit der Chromosomen gehen aus Fig. 1 hervor. In beiden Reifungsteilungen, sowohl der männlichen wie der weiblichen Geschlechtszellen, haben wir die reduzierte Zahl der Chromosomen, 21, sicher festgestellt (vgl. Fig. 23).

Die Kerne der Vermehrungsperiode von *Enteroxenos* stimmen in ihrem Baue mit denen entsprechender Stadien von anderen Objekten, besonders von *Myxine*, überein; ihre Struktur tritt nach gelungener Osmiumfixation, sowie auch nach Fixation in Formalin-Essigsäure, sehr schön hervor. Die Verteilung des Chromatins in den jungen Kernen geht nach allen Teilungen auf ähnliche Weise vor sich, und zwar auf dieselbe Weise, wie wir speziell für *Myxine* (06 b, p. 452 flg.) genau beschrieben haben. Während in den jungen Spermatogonien und Oogonien die Auflockerung der Chromosomen bis zur Verwischung ihrer Grenzen geht, so hört in den jungen Zellen der Reifungsperiode die Auflockerung zu einer etwas früheren Zeit auf, wo die Bügelform der Chromosomen noch erkennbar ist. Die lockeren Bügel bilden sich demnächst zu dünnen, wohlbegrenzten Fäden um, deren Enden der einen Seite des Kerns, ausserhalb welcher das Zytozentrum jetzt gelegen ist, zustreben. Schon von Anfang an zeigen diese freien Endpartien der Chromatinfäden paarweise einen parallelen Verlauf. Die Konjugation vollzieht sich nun rasch auf ähnliche Weise, wie wir früher für viele Objekte eingehend geschildert haben, und der Kern tritt in das bekannte Stadium der bivalenten Schlingen über (vgl. Fig. 2).

Wir haben es für überflüssig gehalten, die eben geschilderten Chromatinveränderungen bei *Enteroxenos* durch Bilder zu illustrieren; denn die Zeichnungen, die wir aus entsprechenden Stadien von anderen Objekten, besonders von *Myxine*, geliefert haben, könnten in der Tat fast ebenso gut von *Enteroxenos* herrühren.

Die von Bonnevie gelieferte Schilderung der bis jetzt behandelten Veränderungen des Chromatins unterscheidet sich in vielen Hinsichten von der von uns oben gegebenen. Ihre Bilder scheinen aus Präparaten zu stammen, wo das Chromatin recht erheblich alteriert war. Nach dieser Verfasserin (06, p. 260) wird in den jungen Kernen der Reifungsperiode das Chromatin viel feiner verteilt, als in denen der Vermehrungsperiode; es bildet sich in ihnen ein Chromatinnetz, dessen Fäden ausserordentlieh zart und dünn, und dessen Maschen relativ eng sind. »Das Stadium des feinen Chromatinnetzes ist nur von kurzer Dauer, und bald sieht man in demselben einzelne Fadenzüge vor den übrigen hervortreten. Diese Fädchen erscheinen ganz unerheblich dicker und stärker gefärbt, als die übrigen Teile des Netzwerkes . . . . Es scheint, als ob das Chromatin jetzt beginnt, sich von der

feinen netzförmigen Verteilung auf einzelne Fadenzüge zurückzuziehen[1], und es lässt sich schon jetzt ein gewisser Parallelismus zwischen den letzteren nachweisen. Ein solcher tritt bald deutlicher hervor, und man sieht dann auch (Figg. 34—36), wie sich je 2 parallel verlaufende Fädchen einander nähern, indem die sie verbindenden Lininfädchen verkürzt werden. Es ist dies das Stadium einer paarweisen Konjugation der Chromatinfädchen . . . . .« (p. 261). Von einer polaren Anordnung der dünnen Fäden während ihrer paarweisen Vereinigung spricht Bonnevie, soweit wir sehen können, nie.

Machen insofern schon die Schilderung Bonnevie's von der für den ersten Abschnitt der Reifungsperiode charakteristischen Chromatinveränderungen auf uns einen etwas fremden Eindruck, so ist dies mit den Bildern, die die Schilderung begleiten, noch mehr der Fall. Wir müssen gestehen, das wir ebensowenig an unseren Präparaten von den Geschlechtsdrüsen von *Enteroxenos*, als von irgend einem anderen Objekte, Bilder gefunden haben, die denen der Figg. 34—36 und 159—161 von Frl. Bonnevie ähnlich sehen. Was speziell die Fig. 34 betrifft, auf die Bonnevie ein besonderes Gewicht legt, so können wir uns schwerlich vorstellen, dass diese Figur nach einem Kerne aus der Konjugationsperiode gezeichnet ist, wie wir uns im Ganzen nicht davon überzeugt fühlen können, dass die Verf. die äusserst charakteristischen Bilder der sich entwickelnden Konjugation wirklich zu Gesichte bekommen hat.

Von dem sehr charakteristischen Stadium der neugebildeten bivalenten Schlingen sagt Bonnevie in ihrem ersten Aufsatze (05, p. 377): »Eine polare Anordnung der Doppelfädchen habe ich oft konstatieren können, aber in den meisten Fällen ist sie wenig hervortretend und scheint zuweilen völlig zu fehlen«. In ihrer ausführlichen Arbeit heisst es (06, p. 273): »Bei *Enteroxenos* trat eine solche (polare Einstellung der Chromatinfädchen) nur relativ selten hervor«. Wie Frl. Bonnevie zu der Deutung ihrer Bilder gelangt ist, dass die bügelförmigen Schlingen, in denen sie doch die einzelnen Doppelchromosomen zu erkennen meint, ihre freien Enden bald dem Zytozentrum zukehren, viel öfter aber »eine völlig regellose Verteilung« (06, p. 263) zeigen, und wie sie sich eigentlich diesen sehr auffallenden Unterschied in dem Verhalten völlig normaler Zellen eines und desselben Individuums befriedigend erklären will, darüber können wir keine Meinung haben. Wir müssen aber hervorheben, dass wir keine einzige Zelle aus diesem Stadium beobachtet haben, an der die Chromatinfäden »regellos« durch den Kern verteilt waren; überall, wo die freien Enden mehrerer Schlingen sichtbar waren, konnten wir uns davon überzeugen, dass sie alle nach derselben Seite des Kerns hinzeigten, und obwohl es nicht immer gelang, das Zytozentrum an dieser Stelle sicher nachzuweisen, an anderer Stelle des Zellleibes liess es sich jedenfalls nie auffinden.

Das Stadium der bivalenten Schlingen — die Konjugationsperiode in engerem Sinne — dauert bei *Enteroxenos*, wie bei anderen Objekten, erheblich lange. Die Kerne tragen zunächst, wie während der ganzen bisherigen Entwicklung, dasselbe Aussehen in den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen. Gegen das Ende dieser Periode aber wird ein Unterschied bemerkbar, indem sowohl das Chromatin wie die Kerne und die Zellleiber in den weiblichen Zellen stärker wachsen, als in den männlichen. Der Unterschied wird in der Folge immer grösser, und es wird daher mit Rücksicht auf die späteren Chromatinveränderungen der Reifungsperiode zweckmässig sein, die beiden Arten von Geschlechtszellen getrennt zu behandeln.

[1] Die Schilderung Bonnevie's von der Verteilung des Chromatins in den Kernen der jungen Oozyten kommt, wie man bemerken wird, derjenigen nahe, die wir in unseren ersten Arbeiten über *Myxine* (04, 05) geliefert, später aber (06 b, p. 452) berichtigt haben.

Die weiblichen Geschlechtszellen besitzen gegen das Ende der Konjugationsperiode Kerne, die erheblich grösser, als am Anfang dieser Periode sind, und an denen daher die Struktur des Chromatins sehr schön an den Tag tritt. Die polare Anordnung der Schlingen ist noch beibehalten; bald fangen aber jetzt die Schlingen an ihre Enden vom Polteile des Kerns zurückzuziehen und sich unregelmässiger durch den Kern, vornehmlich an dessen Oberfläche, zu verteilen (Fig. 3).

Etwas früher oder später während dieser Veränderungen tritt an den Schlingen die Doppelheit, die jetzt durch eine lange Zeit sehr schwer oder meistens gar nicht erkennbar gewesen ist, wieder sehr klar an den Tag, und es entwickelt sich bald eine klaffende Spalte über die ganze Länge der Chromatinschlingen, wobei die beiden Längsteile in der Nähe des einen oder beider Enden verklebt bleiben (Figg. 4—5). Es ist dies ein Vorgang, den wir bei allen von uns untersuchten Objekten auf prinzipiell ähnliche Weise gefunden, und in dem wir die Lösung der Konjugation gesehen haben. Auch machen wir uns kein Bedenken, ihn bei *Enteroxenos* auf dieselbe Weise aufzufassen.

Wie oben erwähnt, wird die Trennung der Konjuganten zu etwas verschiedener Zeit sichtbar, in einigen Fällen, wenn noch die polare Anordnung der Chromatinschlingen völlig erhalten ist (Fig. 4), in anderen aber erst, nachdem die Schlingen die polare Anordnung fast eingebüsst und sich dabei etwas zusammengezogen haben. An etwas späteren Stadien aber tragen alle Kerne wieder ungefähr dasselbe Aussehen (Figg. 5—6).

Zu dieser Zeit machen sich im Zytoplasma die ersten Spuren der Dotterbildung geltend, entweder erst nach der sichtbaren Trennung der Konjuganten (vgl. Fig. 4, wo noch keine Dotterbildung, nur eine starke Entwicklung des Zytoplasmas im Polteile der Zelle, zu bemerken war), häufig aber schon etwas früher. In allen Fällen haben wir, im Gegen satz zu Bonnevie (06, p. 240) sicher beobachten können, dass die ersten Dotterkügelchen in der Umgebung des Zytozentrums auftreten; von hier aus breiten sich die Dotterkörner allmählich über den ganzen Zellleib.

Die Oozyten sind jetzt aus der Konjugationsperiode in ihre Wachstumsperiode übergetreten.

Während in dieser Periode eine immer fortwährende, starke Anhäufung von Dotter im Zytoplasma stattfindet, nehmen auch die Kerne allmählich an Grösse zu. Die zierlichen Doppelchromosomen (vgl. Figg. 5—6) werden dabei länger und lockerer in ihrem Baue und bekommen rauhe, sehr unebene Konturen. Sie werden wieder durch den ganzen

Kern fast gleichmässig verteilt; eine Bevorzugung der Oberfläche des Kerns scheint während der Wachstumsperiode nicht vorhanden zu sein. Im Kerninneren stehen die Chromosomen durch feine Fäden mit dem grossen Nukleolus in Verbindung. Zu einer netzförmigen Verteilung des Chromatins, so wie Bonnevie beschreibt, kommt es nie; die Doppelchromosomen bewahren vielmehr durch die ganze Wachstumsperiode dieselben charakteristischen Formen (vgl. Fig. 7), die sie bei der Lösung der Konjugation bekamen, und die wir auch aus den Wachstumskernen anderer Objekte (z. B. der Selachier) kennen.

Auch in den Eiern, die im Ovidukt (vgl. Figg. 8—9) gefunden werden, sowie in den jüngsten Eiern der Zentralhöhle (vgl. Figg. 10—12) haben die Kerne ungefähr dasselbe Aussehen wie in den grösseren Ovarialeiern.

In die Zentralhöhle gelangt, treten die Oozyten bald in die Prophase der I. Reifungsteilung über. Die Chromosomen nähern sich wieder der Kernmembran und ziehen sich hier allmählich zusammen, wodurch sich ihr Bau wieder leicht feststellen lässt. Man findet nun sehr häufig, dass die früheren Konjuganten sich durch lange Strecken bis zur Berührung genähert (vgl. Fig. 11) oder umeinander gedreht haben, sodass in einigen Fällen nur die weite Spreizung ihrer Endpartien ihre Doppelheit verraten.

In enger Beziehung zu den Chromosomen findet man jetzt häufig kleine grau gefärbte Kügelchen, die von dem zerfallenen grossen Nukleolus herrühren (vgl. mehrere Chromosomen der Figg. 11—12)[1].

Wenn die Zentrosomen, die jetzt sehr stark gewachsen sind, ungefähr an einander gegenüberliegenden Stellen des Kerns gelangt sind, fängt die Auflösung der Kernmembran an.

Es tritt jetzt eine eigentümliche Gestaltveränderung des Kerns ein; er wird, unter Heraustreten von Kernsaft, allmählich kleiner und dunkler gefärbt und gleichzeitig gegen die Zentrosomen stark ausgezogen. Dabei werden die Chromosomen sehr dicht gedrängt und oft scheinbar miteinander verklebt, sodass sie sich nur selten einzeln studieren lassen; im Ganzen sind die Bilder aus diesem Stadium die am schwersten analysierbaren in der ganzen Eibildung von *Enteroxenos*. Zuletzt findet man den Kern als einen stark verjüngten, fast gleichmässig graugefärbten, fein-

[1] In Fig. 11 bemerkt man ausser den kleinen grauen Kügelchen, die den Chromosomen anhaften, noch einen grösseren, dunkelgefärbten Nukleolus, der jedoch den Nukleolen der früheren Stadien an Grösse nachsteht (vgl. Figg. 7 u. 9). Dieser Befund spricht entschieden in der Richtung, dass die Auflösung des Nukleolus durch einen allmählichen Austritt von »Vakuolen« vor sich geht, und nicht, wie es Bonnevie für wahrscheinlich hält, »durch eine Art Explosion« (06, p. 279).

körnigen, gelappten Körper (vgl. Fig. 13), in dem die jetzt erheblich kontrahierten Chromosomen gewöhnlich wieder einzeln zu beobachten sind. Sowohl jetzt, wie während der weiteren Entwicklung der I. Richtungsspindel, lassen sich die Formen der Chromosomen leicht und sicher auf die aus früheren Stadien bekannten zurückführen, und sie stimmen auch vollkommen mit denen entsprechender Stadien anderer Objekte überein (vgl. Fig. 14).

Während der letzten Phasen der Spindelbildung kontrahieren sich die Chromosomen noch weiter, sodass sie an den meisten Präparaten schliesslich als fast strukturlose Klumpen erscheinen. Häufig genug gelingt es aber die früheren Formen der Doppelchromosomen bis in die Metaphase hinein zu verfolgen, und es lassen die Bilder keinen Zweifel übrig, dass sie mit der Spalte zwischen den früheren Konjuganten in die Teilungsebene fallend zur Teilung eingestellt und auch dieser Spalte entlang geteilt werden (vgl. Fig. 15).

Bezüglich der Chromatinveränderungen, die das Übertreten der Zellen aus der »Postsynapsis« in die Wachstumsperiode vermitteln, fasst sich Frl. Bonnevie sehr kurz. In ihrem vorläufigen Aufsatz äussert sie sich hierüber folgendermassen (05, p. 378—79): »Die Doppelheit der Fäden, die während der polaren Einstellung oft recht undeutlich war, kommt wieder zum Vorschein . . . . Diese Veränderung im Aussehen der Doppelfäden bezeichnet den ersten Anfang einer zweiten netzförmigen Verteilung des Chromatins im Kernraum«. In der ausführlichen Arbeit heisst es (06, p. 263): »Eine völlige Verschmelzung der Chromatinfädchen geschieht in der Synapsis nicht. Überall, wo die Doppelfädchen von der Fläche gesehen werden, tritt auch ihre Doppelheit deutlich hervor, und wo die Enden derselben frei im Kernraum hervorragen (*c* Figg. 35—39). weichen ihre beiden Komponenten meistens deutlich auseinander . . . . Nach der vollendeten Konjugation nehmen die Doppelfädchen sowohl an Länge als besonders auch an Dicke sehr erheblich zu . . . . . . Die polare Anordnung der Chromatinfädchen wird — wo eine solche vorhanden war —, aufgegeben. Sie nehmen jetzt eine oberflächliche Lage im Kern ein (Figg. 43—45). Auch das Aussehen der einzelnen Fädchen wird allmählich verändert«. In den etwas älteren Oozytenkernen (Figg. 47—48) »sind die chromatischen Doppelfädchen nur noch stellenweise sichtbar, während sich das Chromatin grösstenteils zu einem oberflächlich im Kern gelegenen grobmaschigen Netzwerk verbreitet hat« (p. 264).

Von einem »Deutlicherwerden der Doppelheit der Fäden in der Postsynapsis« spricht die Verfasserin jetzt kein Wort mehr, dafür legt sie aber auf die Doppelheit der Fäden in der »Synapsis« viel mehr Gewicht als früher.

Wie Frl. Bonnevie die vor der Wachstumsperiode eintretende Spaltung der Schlingen mit Trennung der Spalthälften hat übersehen können, das ist uns vollkommen unbegreiflich, denn kaum bei irgend einem anderen Objekt haben wir so auffallend klare und unzweideutige Bilder dieses Prozesses beobachtet, wie eben in den Oozyten von *Enteroxenos*, und diese Bilder kommen sowohl in den Ovarien junger, wie in denen geschlechtsreifer Tiere in grosser Zahl zur Beobachtung [1].

---

[1] Es wäre vielleicht möglich, dass die Spaltung nach Zenker-Behandlung, die Frl. Bonnevie vornemlich benutzt hat, weniger klar hervortritt, als nach den von uns angewandten Fixierungsmitteln (Formalin- und Osmiumgemischen). Sehr wahrscheinlich erscheint dies jedoch nicht, denn Bonnevie hat ja an ihren Präparaten während der »Synapsis« die Doppelheit der Fäden viel hervortretender gefunden, als wir.

In Bezug auf diesen letzteren Punkt besteht freilich zwischen den Erfahrungen Bonnevie's und den unsrigen ein Unterschied, der uns zu einigen Bemerkungen veranlasst. Es geht aus den Äusserungen dieser Verfasserin an mehreren Stellen ihrer Arbeiten hervor, dass sie in geschlechtsreifen Ovarien nie Oozyten gefunden hat, die sich an den Übergangsphasen zwischen der »Postsynapsis« und der Wachstumsperiode oder in den Anfangsphasen dieser letzteren befanden. P. 239 (06) behandelt sie diese Frage ausführlicher:

»Es treten auf frühen Stadien viel mehr Zellen in Synapsis hinein, als ausgewachsene Oozyten im reifen Ovarium vorzufinden sind; und auf der anderen Seite findet man hier zwischen den mächtigen Oozyten zahlreiche kleine Zellen, deren Kerne auf dem charakteristischen Stadium stehen geblieben sind, das als eine Postsynapsis bezeichnet werden könnte. Die letztere Tatsache liesse sich zwar auch in der Weise erklären, dass eine immer fortwährende Neubildung von Eiern vorsichginge, und dass also die erwähnten Zellen eine neue Generation repräsentierten, die dann später ebenso mächtig auswachsen würde, wie die jetzt schon dotterreichen Oozyten. Dies ist aber, wie ich glaube, nicht der Fall; schon auf dem in Fig. 4 (aus einem Tiere von ca. 20 mm. Länge) dargestellten Stadium kommen Mitosen nur selten vor und auf späteren Stadien immer seltener, sodass an eine sekundär entstandene Oozytengeneration schon deswegen kaum zu denken wäre. Dann würde aber auch eine solche dem Tier nur wenig nützen. Die Larven werden, wie erwähnt, in der Zentralhöhle des Muttertiers entwickelt, und nur beim Zerreissen desselben werden sie frei; damit wären aber auch die Bedingungen für die Entwicklung einer zweiten Generation von Eiern auch nicht mehr da.

»Die Postsynapsisstadien des reifen Ovariums lassen sich, meiner Meinung nach, nur auf die des jungen Ovariums zurückführen. Sie sind auf diesem Stadium stehen geblieben, während in ihren Schwesterzellen die Dotteransammlung angefangen und auch vollendet worden ist. Im Epithel des reifen Ovariums kommen jedoch auch Zellen vor, die ruhende Kerne aufweisen. Den Ursprung dieser Zellen habe ich nicht verfolgt, kann daher auch nicht entscheiden, ob dieselben nie in Synapsis eingetreten sind, oder ob bei ihnen der Chromatinknäuel später rückgebildet worden ist«.

Im Gegensatz zu dieser Schilderung Bonnevie's haben wir in geschlechtsreifen Tieren alle Entwicklungsstadien der Geschlechtszellen vorgefunden.

Als ein Beispiel wollen wir unsere Befunde an einem fast 100 mm. langen Exemplar näher beschreiben, von dem wir ungefähr durch seine ganze Länge Serienschnitte angefertigt haben. Der Hoden dieses Tieres war von Spermatiden aller Entwicklungsstufen bis zu reifen Spermien prall gefüllt, ausserdem waren auch Spermatozyten aller Stadien und auch nicht wenige Spermatogonien in Ruhe und Teilung zu finden. Die Zentralhöhle enthielt zahlreiche Eiballen, die Eier aller Entwicklungsstadien von der Prophase der I. Reifungsteilung bis zum 4-Zellenstadium aufwiesen; die Zentralhöhle war aber von Eiballen lange nicht gefüllt. Im Ovidukt befanden sich einige Eiballen, die von einer dünnen Hülle[1] umschlossen waren; sowohl innerhalb, wie ausserhalb der Hüllen beobachteten wir zahlreiche reife Spermien. Von dem Ovarium waren viele Partien recht dünnwandig und mit einem grossen Lumen versehen; von den Wänden dieser Partien hatten sich zweifellos vor kurzem Oozyten abgelöst um durch den Ovidukt in die Zentralhöhle zu gelangen. In den Wänden dieser Ovarialpartien befanden sich recht zahlreiche (doch lange nicht dichtgedrängte) Oozyten aus den verschiedensten Phasen der Wachstumsperiode und zwischen diesen wieder zahlreiche Oozyten aus den verschiedensten Stadien der Konjugationsperiode, ganz junge Oozyten, hie und da Oogonienteilungen und auch ruhende Oogonien in nicht unbeträchtlicher Zahl. An den meisten Stellen des Ovariums aber waren die Wände von grossen Oozyten verschiedenen Alters dicht besetzt, die das Ovariallumen fast verdeckten, und zwischen diesen befanden sich, wie an den oben beschriebenen Partien, Geschlechtszellen aller Entwicklungsstadien von ruhenden Oogonien bis zu den erwähnten grossen Eiern

[1] Die Bildung dieser Hülle von den zwischen den Flimmerzellen gelegenen Becherzellen der Oviduktenwand konnte hier beobachtet werden.

hinauf [1]. Zellen, die in Degeneration begriffen waren, oder die als Rückbildungsstadien von Zellen der »Postsynapsis« aufgefasst werden konnten, haben wir nicht beobachtet.

Das Verhalten der Geschlechtsdrüsen der anderen von uns untersuchten Tiere stimmt mit dem des oben geschilderten überein. Oozyten im Ovidukt haben wir doch nur bei diesem einzigen Tiere gefunden.

Wie man einsehen wird, sprechen unsere Befunde entschieden in der Richtung, dass bei *Enteroxenos* durch eine beträchtliche Zeit eine immer fortwährende Neubildung von Eiern, sowie von Spermien, vorsichgeht.

Wie die weitere Entwicklung aller diesen jungen Eier verläuft, ob sie alle zur Reife und Befruchtung gelangen oder nicht, und auf welche Weise die Larven der verschiedenen Altersstufen vom Muttertiere frei werden, das müssen wir alles als offene Fragen dahinstellen [2].

Die Schilderung, die Frl. Bonnevie vom Verhalten der Chromosomen in den »Wachstumskernen« der Oozyten liefert, unterscheidet sich von der unserigen darin, dass sie hier eine zweite netzförmige Verteilung des Chromatins beschreibt (vgl. oben). Von diesem Unterschiede abgesehen, besteht aber zwischen der Darstellung Bonnevie's und der unsrigen kein prinzipieller Gegensatz, denn auch diese Verfasserin meint, dass sich »die Kontinuität der Chromatinfädchen und auch ihre Doppelheit durch alle Stadien der Wachstumsperiode verfolgen lässt« (p. 361). Auch ist die Doppelheit, die die Chromosomen in der frühen Prophase der I. Reifungsteilung zeigen (vgl. die Figg. 50—51 Bonnevie's), und die nach dieser Verfasserin als eine klaffende Spalte hervortreten kann [3], nach ihr unzweifelhaft auf die Konjugation zurückzuführen [4].

Stimmen somit Frl. Bonnevie und wir in Bezug auf den Ursprung der in der frühen Prophase der I. Reifungsteilung hervortretenden Spaltung der Doppelchromosomen überein, so ist dies, was das weitere Schicksal der Spaltteile betrifft, nicht mehr der Fall.

Wir haben, wie oben dargelegt, die erwähnte Spalte durch die ganze Prophase verfolgt und uns davon überzeugen können, dass die Spaltteile, d. h. die früheren Konjuganten, in der I. Reifungsteilung von einander getrennt werden. Nach Bonnevie aber »werden bald nach dem Verschwinden des Nukleolus die beiden Komponenten der Doppelfädchen durch eine, von Eisenhämatoxylin hellgrau gefärbte Zwischensubstanz dicht miteinander verbunden« (06, p. 363). Diese eigentümliche Substanz, die in der Darstellung Bonnevie's von den Reifungsteilungen eine so wesentliche Rolle spielt, wird von der Verfasserin vom Nukleolus hergeleitet. Die in den Vakuolen des Nukleolus enthaltene Sub-

---

[1] Wie man sehen wird, besitzen wir in *Enteroxenos* ein für das Studium der Geschlechtszellen und der ersten Embryonalentwicklung ungewöhnlich günstiges Objekt, indem man in glücklichen Fällen an einem und demselben Tiere die ganze Entwicklung der männlichen und der weiblichen Geschlechtszellen, die Befruchtung und die Furchung verfolgen kann.

[2] Wäre es vielleicht möglich, dass die von Bonnevie (02, p. 733) beschriebenen Unregelmässigkeiten in der äusseren Gestalt älterer Tiere, indem ihr früher zylindrischer Körper an mehreren Stellen blasig aufgetrieben und dünnwändig, zwischen diesen Anschwellungen aber stark zusammengezogen erscheint (vgl. Taf. 37. Fig. 4, Bonnevie 02), darauf hindeuten könnten, dass bei *Enteroxenos* ein zeitweiser und lokalisierter Abgang von Larven vorsichgehe?

[3] S. 06, p. 391: »In den Oozyten I. ist es besonders auffallend, wie die beiden Komponenten eines Doppelfadens vor diesem Stadinm (d. h. vor der Auflösung des Nukleolus) deutlich von einander getrennt sind und sogar oft erheblich auseinanderweichen können«. Vgl. auch Fig. 50, das untere Chromosom.

[4] Wann und auf welche Weise diese offene Spalte zwischen den Konjuganten, die ja nichts anders als eine Lösung der ursprünglichen parallelen Konjugation bedeuten kann, eigentlich entstanden ist, das sind Fragen, nach deren Beantwortung wir in der Darstellung Bonnevie's, die uns auf diesem Punkte recht unklar erscheint, vergebens suchen.

stanz wird bei der Auflösung desselben zuerst »mit dem Kernsaft vermischt, dann wieder von den Chromatinfäden aufgenommen und in die Zwischensubstanz umgebildet« (06, p. 392). Diese Substanz, die in den Reifungsteilungen die früheren Konjuganten als eine Kittmasse verbindet, ist elastisch und ausserordentlich dehnbar, Eigenschaften, die nach der Verfasserin aus einer Reihe ihrer Bilder hervorgehen sollen (06, p. 367).

Wir haben an unseren Präparaten vergebens nach dieser sehr eigentümlichen Substanz gesucht, und es scheint uns unzweifelhaft, dass sich Bonnevie in diesem Punkt vollkommen getäuscht hat, indem sie bald die Spalte zwischen den Komponenten eines Doppelchromosoms (Fig. 122 *a*, *d*), bald die Längslichtung in den Komponenten selbst (Figg. 124 u. 130 *c*), bald aber auch achromatische Verbindungen zwischen zwei oder mehreren Chromosomen[1] (Figg. 126 u. 128 1) als eine Kittmasse gedeutet hat.

Nach der Auflösung der Kernmembran werden nach Bonnevie (06, p. 363) die Chromosomen »einem allseitigen Zug der Lininfäserchen ausgesetzt« und hierdurch, sowie durch die Wirkung der sehr dehnbaren Zwischensubstanz, nehmen sie »die bizarrsten Formen« an. Die Verfasserin ist zu dem Schluss gelangt, »dass die Form der Chromosomen während der I. Reifungsteilung keineswegs als ein Ausdruck einer ihnen innewohnenden Eigentümlichkeit zu betrachten ist, sondern vielmehr als ein Produkt ihrer zufälligen Lage und Beziehungen zu der achromatischen Substanz des Kernes in dem Augenblick, wo sie durch die Auflösung der Kernmembran unter den Einfluss der Zentrosomen gebracht wurden« (05, p. 500). Immerhin besitzt Bonnevie ein gutes »Kriterium der verschiedenen Natur der Spalten«, die die Doppelchromosomen aufweisen können: »Wenn die Chromosomen der Prophase eine Längsspalte zeigen, die deutlich mit Zwischensubstanz ausgefüllt ist, dann lässt sich, glaube ich, diese Spalte direkt auf die Konjugationsebene der Doppelfädchen zurückverfolgen, und sie hat auf der anderen Seite mit der Teilungsebene der I. Reifungsteilung nichts zu tun. Eine klaffende Spalte dagegen repräsentiert diesen Teilungsplan« (06, p. 367). Von diesem Kriterium geleitet, kommt die Verfasserin zu einer falschen Deutung auch derart klarer Bilder, wie des in Fig. 124 *b* wiedergegebenen.

Durch den starken Faserzug, dem die Chromosomen ausgesetzt sind, erleiden »die zuvor bandförmigen Chromosomen« eine »Faltung« oder »Verpackung«, wodurch sie wieder sehr variierende und schwer zu deutende Formen annehmen.

Wir können auf die sehr detailierte, mit zahlreichen Abbildungen versehene Darstellung Bonnevie's von dem Verhalten der bivalenten Chromosomen in der Prophase und Metaphase der I. Reifungsteilung nicht weiter eingehen. Wie aus unserer oben gelieferten Schilderung hervorgehen wird, haben wir die Verhältnisse ganz anders, als diese Verfasserin gefunden.

Die Lösung der Konjugation tritt in den männlichen Geschlechtszellen unter ganz ähnlichen Bildern, wie in den weiblichen zu Tage (vgl. Fig. 16), und die Längslichtung der Doppelfäden entwickelt sich auch hier bald zu einer klaffenden Spalte, während die Chromosomen gleichzeitig ihre polare Anordnung aufgeben und unter der Kernmembran verteilt werden (vgl. Fig. 17).

Während in den weiblichen Geschlechtszellen zwischen der Konjugationsperiode und den Reifungsteilungen die lange dauernde Wachstumsperiode eingeschoben ist, so gehen die männlichen Geschlechtszellen ohne beträchtlicheres Wachstum ihrer Teile aus der Konjugationsperiode direkt in die Prophase der I. Reifungsteilung über. Aus diesem Grunde lässt sich das Schicksal der Chromosomen in den Spermatozyten leichter und sicherer, als in den Oozyten, verfolgen[2].

---

[1] Auf diese Weise ist wohl die Verfasserin dazu gekommen, die Zahl der Chromosomen in den Reifungsteilungen auf 17 statt 21 anzugeben.

[2] Dass die weiblichen Geschlechtszellen wegen »der Existens eines Wachstumskerns mit netzförmig verteiltem Chromatin« den männlichen gegenüber »einen sehr wesentlichen

Wie unsere Zeichnungen (Figg. 17—22) mit genügender Klarheit zeigen, besitzen die bivalenten Chromosomen aus der Prophase der I. Reifungsteilung in den Spermatozyten vollkommen dieselben Formen wie in den Oozyten (vgl. Figg. 12—14), und ihre Zusammensetzung aus zwei Komponenten, den früheren Konjuganten, lässt sich überall sicher feststellen. Auch in den Teilungsfiguren der I. Reifungsteilung haben wir in günstigen Fällen die charakteristischen Formen der bivalenten Chromosomen wiedererkannt und dabei feststellen können, dass sie mit der Spalte zwischen den früheren Konjuganten in die Teilungsebene fallend eingestellt werden.

Die Schilderung Bonnevie's von den Chromatinveränderungen in den Spermatozyten nach der Konjugation (06, p. 269—70) ist äusserst dürftig, auch sagen ihre Abbildungen (Figg. 162—167) nicht viel. Die Verfasserin hat augenscheinlich auch in den Spermatozyten die Spaltung der Doppelschlingen mit weiter Trennung der Spaltteile übersehen. In den Chromosomen der Prophase der I. Reifungsteilung scheint sie keine Struktur gesehen zu haben; nach ihrer Abbildungen (Figg. 166—167) stellen die Chromosomen unregelmässig gezackte Klümpe dar.

Die Reifungsteilungen. Während der Prophase der I. Reifungsteilung lässt sich ab und zu eine Längsteilung der beiden Komponenten der Doppelchromosomen wahrnehmen (vgl. Figg. 14 u. 22); diese Teilung tritt in der Metaphase deutlicher hervor (vgl. Fig. 15, das linke Chromosom) und entwickelt sich in der Telophase (vgl. Fig. 24) zu einer wirklichen Längsspaltung der bügelförmigen Tochterchromosomen.

Ähnlich wie wir früher für *Tomopteris* und *Salamandra* beschrieben haben, finden wir auch bei *Enteroxenos*, dass die Enden der Längsteile auseinanderweichen, ihre Mittelpartien aber in Verbindung bleiben, wodurch die Chromosomen Kreuzform, oder, wenn sie sehr kurz sind, »Vierergruppenform«, annehmen (vgl. Figg. 25—26).

Diese äusserst charakteristische Form behalten die Chromosomen gewöhnlich durch die recht kurz dauernde Interkinese (vgl. Figg. 27—28). Zwischen diesen kreuzförmigen Chromosomen bemerkt man auch solche, deren beiden Längsteile einander parallel liegen oder an ihren Enden anstatt an ihren Mittelpartien verklebt sind. Wie bei *Tomopteris*, verlieren die Chromosomen auch bei *Enteroxenos* in der Interkinese oft etwas an Färbbarkeit (dies ist besonders in den Oozyten der Fall). Während der Einstellung der Chromosomen in der Aequatorialebene der II. Reifungsteilung kehrt aber die Färbbarkeit immer zurück, und es lässt sich dann mit unzweideutiger Klarheit nachweisen, wie die Längsteile

---

Vorteil für eine richtige Beurteilung der verschiedenen in der Postsynapsis und der Prophase vorkommenden Chromosomenformen« bieten sollen, so wie Bonnevie (06, p. 361) hervorhebt, können wir schwerlich verstehen.

der Chromosomen in dieser Teilung auf die Tochterkerne verteilt werden (vgl. Figg. 29—31).

Nach dem Ablaufe der II. Reifungsteilung werden die Tochterchromosomen im Ei so dicht gedrängt, dass sich die einzelnen Chromosomen nicht mehr verfolgen lassen. In der jungen Spermatide aber verteilen sich bald die Chromosomen unter der Kernmembran, wo sie sich eine Zeit lang als gerade oder schwach gebogene Stäbchen, die keine Längsteilung zeigen, verfolgen lassen, ähnlich wie Bonnevie in ihrer Fig. 181 abgebildet hat.

In den Vorkernen zeigt das Chromatin eine feine Verteilung, wie in gewöhnlichen ruhenden Kernen. In der Prophase der I. Furchungsteilung treten die Chromosomen als schlanke, längsgeteilte Schleifen hervor, deren Zahl in jedem Vorkerne 21 beträgt. In der I. Furchungsteilung werden die beiden Längsteile der Schleifen von einander getrennt (vgl. Fig. 32). Diese Teilung artet sich in jeder Hinsicht als eine gewöhnliche Aequationsteilung.

Während das Schicksal der bivalenten Chromosomen in den beiden Reifungsteilungen nach unseren Erfahrungen ganz einfach und leicht zu verfolgen ist und mit demjenigen, das wir von vielen anderen Objekten kennen, wohl übereinstimmt, hat Frl. Bonnevie dasselbe recht kompliziert und eigenartig gefunden. Ohne auf ihre detailierte Beschreibung der verschiedenen Chromosomenformen näher einzugehen, wollen wir die Hauptzüge ihrer Ergebnisse kurz skizzieren:

Vor der I. Reifungsteilung sind die bivalenten Chromosomen als vielfach gebogene und gefaltene Platten und Bänder gebaut, die je aus zwei, durch eine flach ausgebreitete Zwischensubstanz verbundenen Komponenten, den früheren Konjuganten, zusammengesetzt sind (vgl. o.). Sie werden in der Metaphase der I. Reifungsteilung »der Fläche nach« geteilt, die Tochterchromosomen zeigen denselben Bau wie die Mutterchromosomen. In der Telophase löst sich die Zwischensubstanz im Kernsaft auf, die Komponenten der Tochterchromosomen werden dadurch frei, sie strecken sich, gehen, wie sich die Verfasserin ausdrückt, in ein »Ruhestadium« über. In der Prophase der II. Reifungsteilung tritt die Zwichensubstanz auf ihrem früheren Platz wieder auf, und die Chromosomen nehmen ihre früheren Gestalten an; dabei können jedoch gewisse Änderungen eintreten, ein Chromosom, das in der I. Reifungsteilung Plattenform zeigte, kann sich in der II. Teilung als eine Tetrade zeigen und umgekehrt. In der II. Reifungsteilung werden nun wieder die Chromosomen der Fläche nach geteilt, und die Tochterchromosomen besitzen daher auch nach dieser Teilung den Bau des Mutterchromosoms. Die Zwischensubstanz wird jetzt wieder im Kernsaft gelöst, und die Doppelheit der Chromosomen tritt als eine freie Spalte (Figg. 141—142) zwischen den Komponenten an den Tag.

Nach dieser Darstellung Bonnevie's werden also die in »Synapsis« konjugierten Einzelchromosomen, durch eine Kittmasse miteinander verbunden, in den Reifungsteilungen zweimal kurz nacheinander längsgeteilt.

Während der zunächst folgenden Veränderungen lässt sich die Doppelheit der Chromosomen eine Zeitlang nicht mehr erkennen (Figg. 181—182), um dann bei der Vorkernbildung, »auch bei der netzförmigen Verteilung des Chromatins« in auffallender Weise hervorzutreten (Fig. 145). Während des Wachstums der Kerne wird diese Doppelheit meistens wieder völlig unsichtbar. Die in der Prophase der I. Furchungsteilung auftretenden Chromosomen zeigen eine Längsspaltung, die in dieser Teilung auch wirklich effektuiert wird; an den Tochterchromosomen der frühen Anaphase wird nun wieder eine Längsspalte

sichtbar [1]; diese hat in der bei der Vorkernbildung vorhandenen Doppelheit ihren Ursprung und kündigt die von der Konjugation stammende Doppelheit der Chromosomen an. Die Doppelheit der Chromosomen lässt sich auch in den jungen Kernen des Zweizellenstadiums spurweise nachweisen, tritt aber während der weiteren Furchung immer mehr zurück. Nur in den Bindegewebszellen (Telophasen! vgl. Fig, 151), zuweilen auch in den Oogonien (Fig. 28), lässt sich die Doppelheit im späteren Leben des Tieres nachweisen.

Während alle andere Forscher, die eine Konjugation der Chromosomen in der Reifungsperiode der Geschlechtszellen annehmen, entweder meinen, dass die Konjuganten schon in dieser Periode zu einheitlichen Individuen miteinander verschmelzen (Boveri, 04), oder dass sie in einer der Reifungsteilungen wieder von einander getrennt werden (die Mehrzahl der neueren Untersucher), so schildert Frl. Bonnevie, wie man sehen wird, bei *Enteroxenos* einen ganz eigenartigen Konjugationsvorgang: In der »Synapsis« tritt keine intime Konjugation ein, »die Doppelheit der Fäden tritt überall deutlich hervor, und an den Enden weichen ihre beiden Komponenten meistens deutlich auseinander«. An späteren Stadien der Entwicklung der Geschlechtszellen ist die Beziehung der Konjuganten zueinander noch weniger intim, zum Teil sind sie durch eine offene Spalte von einander getrennt, zum Teil durch eine Kittmasse verbunden. Erst in den Vorkernen scheint eine innigere Vereinigung der Konjuganten anzufangen, in der I. Furchungsteilung kommt keine Kittmasse mehr zum Vorschein, und während der ersten Embryonalentwicklung verschwindet gewöhnlich die Doppelheit rasch. Nur in der Keimbahn geschieht die Verschmelzung der Konjuganten langsamer, sodass selbst an den jungen Chromosomen, die im Begriff stehen in die Reifungsperiode der Geschlechtszellen des neuen Individuums einzutreten, die Verschmelzung noch nicht vollzogen ist [2].

Die Darstellung Bonnevie's ist mit zahlreichen Zeichnungen versehen. Was diese betrifft, so müssen wir gestehen, dass viele von ihnen auf uns einen recht befremdlichen Eindruck machen und nur wenig an die Bilder erinnern, die wir aus eigenen Präparaten kennen; mit anderen aber fühlen wir uns mehr vertraut. Unter diesen letzteren möchten wir besonders auf die in Fig. 129 Bonnevie's (06) gelieferte Abbildung beider Tochterplatten einer I. Richtungsteilung aufmerksam machen, an der fast alle Chromosomen als auffallend klare und regelmässig gebaute »Vierergruppen« hervortreten (das eigentümlich geformte Chromosom 1, 1' besteht wohl zweifellos aus zwei benachbarten Chromosomen, dasselbe ist wahrscheinlich auch mit dem Chromosom 3 der Fall). Die grosse Übereinstimmung dieser Abbildung Bonnevie's mit den von uns aus entsprechenden Stadien von *Enteroxenos* (Figg. 25—27), von *Tomopteris* (06 *a*, Fig. 61) und von *Salamandra* (06 *b*, Fig. 28) gelieferten wird jedem Beobachter auffallend sein. Auch hat Frl. Bonnevie in ihren Figg. 131 (z. B. das Chromosom *h*), 132 (*a*), 134, 136 und 64 eine Reihe von Chromosomenbildern aus der Interkinese geliefert, die sehr wohl als Illustrationen der von uns gegebenen Darstellung dienen könnten. Was aber die in denselben Figuren abgebildeten stark eckigen, aus Doppelfädchen aufgebauten, quadratischen Rahmen (Fig. 135 links) und

---

[1] Während nach der vorläufigen Mitteilung Bonnevie's (05, p. 513, Fig. 49) in der Prophase der I. Furchungsteilung in gewissen, zwar atypischen, Fällen »Vierergruppen ebenso deutlich zum Vorschein kommen, wie vor der I. Reifungsteilung«, so ist die Verfasserin später (06, p. 283) »dazu gekommen, dass diese Deutung nicht unbedingt sicher ist«, indem ja ähnliche Bilder »auf dem Wege zur Ringbildung« durch »Knickung der Chromosomen« zu Stande kommen könnten. Wir neigen zu einer anderen Deutung der betreffenden Bilder Bonnevie's, der nämlich, dass ihre »Vierergruppen« durch die benachbarte Lage zweier längsgeteilten Chromosomen vorgetäuscht sind. Immerhin meint die Verfasserin auch jetzt, »dass in der Prophase eine doppelte Längsspaltung der Chromosomen stattgefunden haben muss, auch wenn die eine Spalte wegen der Kontraktion der Chromosomen während der Metaphase verborgen war« (06, p. 383).

[2] Zwar gehört die in der Fig. 28 Bonnevie's wiedergegebene Oogonienteilung, an der eine Doppelheit der Tochterchromosomen zu sehen ist, einer der mittleren Generationen der Vermehrungsperiode, es heisst aber p. 257 (06): »Die letzte Generation der Oogonien unterscheidet sich in keiner Weise von den früheren Generationen«.

Polygonen (Fig. 133 *f*) betrifft, so vermögen wir, da wir selbst ähnliche Chromosomenformen nicht beobachtet haben, über ihre Bedeutung keine sichere Meinung auszusprechen (vgl. u.).

Die Figuren, in denen Bonnevie die Metaphase der II. Reifungsteilung wiedergibt, stimmen zum Teil mit den von uns beobachteten Bildern überein. Chromosomen, wie die mit 1—3 bezeichneten der Fig. 137, haben wir jedoch in dieser Teilung nie beobachtet. Aus der Anaphase liefert die Verfasserin einige Abbildungen deutlich längsgeteilter Chromosomen (vgl. Fig. 139, die beiden Chromosomen rechts); diese Bilder sind uns ebenso fremd, wie die aus der Telophase (Figg. 141—142) und der Vorkernbildung (Fig. 145) gelieferten, an denen sich die Chromosomen durch eine offene Spalte in zwei Längsteile getrennt präsentieren. Auch haben wir an unseren Präparaten nie eine derartige Doppelheit der Chromosomen vorgefunden, wie sie Frl. Bonnevie aus der Anaphase der I. Furchungsteilung (Figg. 148—149) und aus der Telophase der Teilung einer Bindegewebszelle des entwickelten Tieres (Fig. 151) abbildet.

Eine genauere Besprechung verlangen die Erörterungen Bonnevie's über Ringbildungen der Chromosomen (06, p. 373—80).

Bei *Enteroxenos* hat die Verfasserin ringförmige Chromosomen zu verschiedener Zeit beobachtet, nämlich: im Stadium der bivalenten Schlingen (»Postsynapsis«), wo durch Zusammenbiegung und Verschmelzung beider Enden eines Doppelchromosoms Ringe gebildet werden können (vgl. die Schilderung von Montgomery u. a. vom Hervorgehen der Ringe der I. Reifungsteilung); in der Prophase der I. Reifungsteilung; diese Ringe sind mit denen der »Postsynapsis« identisch (ihre Entstehung durch Auseinanderweichen der konjugierten Chromosomen wird bestimmt geleugnet); in der Telophase der I. Reifungsteilung — Interkinese —, wo durch Auflösung der Zwischensubstanz die ursprüngliche Ringform der der Fläche nach geteilten Chromosomen wieder deutlich hervortritt; endlich in der Metaphase der I. Furchungsteilung, wo aber die Ringe einen anderen Ursprung, als in den übrigen Fällen haben, indem sie durch Längsspaltung fadenförmiger Chromosomen entstanden sind, und in der Teilung in zwei Halbringe zerlegt werden.

Diese zu verschiedener Zeit auftretende Ringbildung der Chromosomen bei *Enteroxenos* soll, wenn wir die Verfasserin recht verstehen, dafür ein Beweis sein, das den von einer Reihe Objekte aus der Pro- und Metaphase der I. Reifungsteilung beschriebenen Ringen nicht die grosse Bedeutung zukommt, die man ihnen früher beigelegt, wenn man in ihnen den Ausdruck einer Reduktionsteilung gesehen hat. Bei Betrachtung der Literatur ist die Verfasserin nämlich zu dem Schlusse gelangt, dass die bei mehreren Objekten, z. B. bei den Selachiern, aus der I. Reifungsteilung beschriebenen ringförmigen Chromosomen sehr wahrscheinlich derselben Natur sind, wie »die postsynaptischen Ringe« von *Enteroxenos* und wie diese in der I. (und wohl auch der II.) Reifungsteilung der Fläche nach geteilt werden.

In diesem letzteren Punkte haben wir schon früher (06 *b*, p. 442) die Argumentation Bonnevie's geprüft und ihre Resultate zurückgewiesen, und wir brauchen deshalb diese Frage hier nicht wieder aufzunehmen. Es scheint uns aber an dieser Stelle angezeigt, von unserem Standpunkt aus eine Klassifikation der möglich eintretenden Ringbildungen der Chromosomen zu geben, und auf Grundlage derselben die Bedeutung der von Bonnevie geschilderten Ringbildungen zu prüfen.

Ringbildungen der Chromosomen können in zwei Kategorien eingeteilt werden: die gelegentlichen Ringbildungen und die typische Ringbildung der bivalenten Chromosomen.

Eine gelegentliche Ringbildung kann überall stattfinden, wo faden- oder schleifenförmige Chromosomen vorhanden sind, und zwar können die Ringe gebildet werden:

1. von ungeteilten Chromosomen durch scheinbare oder wirkliche Verklebung ihrer Enden; eine solche Ringbildung kann z. B. im Stadium der bivalenten Schlingen zum Vorschein kommen (vgl. Schreiner, 06 *b*, Fig. 100 und Bonnevie, 06, Figg. 38 u. 40 *e*, vgl. auch die Bildung der bivalenten Ringe nach Montgomery u. a.);

2. von geteilten Chromosomen, indem die Längsteile auseinanderweichen und nur an ihren Enden in Verbindung bleiben. Solche Ringe kommen recht häufig in der Interkinese bei verschiedenen Objekten zum Vorschein (vgl. Schreiner, 05 Figg. 131—132); von dieser Natur sind vielleicht auch die von Bonnevie geschilderten, eigentümlich geformten Ringe aus der Interkinese bei *Enteroxenos* (die Doppelheit dieser Ringe wäre dann eine Täuschung). Derartige Ringe können weiter in der Metaphase jeder Aequationsteilung, wo die Chromosomen eine gewisse Länge haben, als Ausdruck der beginnenden Zugwirkung vorkommen (das bekannte Kernteilungsschema von Rabl, vgl. die von Bonnevie geschilderten Ringe aus der Metaphase der I. Furchungsteilung).

Die typischen Ringe der bivalenten Chromosomen bezeichnen den häufigsten Übergangszustand der Chromosomen von der Konjugation zu der Reduktionsteilung, indem nach dem Aufhör der Konjugation in der Nähe der Enden der Konjuganten eine Verbindung zurückbleibt, die die Verteilung der Konjuganten durch einen mitotischen Apparat ermöglicht. Die Eigenart dieser Ringe spiegelt sich in ihrem Baue ab: sie sind aus zwei längsgeteilten Halbringen zusammengesetzt, die je ein teilungsreifes Chromosom darstellt; die Verklebungsstellen der Einzelchromosomen sind durch die spreizenden Enden derselben markiert; die von derselben Verklebungsstelle ausgehenden Endpartien der Paarlinge entsprechen einander genau an Länge; in den letzten Phasen vor

dem Eintreten der Reduktionsteilung trennen sich häufig an diesen Endpartien der Einzelchromosomen ihre beiden Längsteile, wodurch die eigentümlichen »Siegelringe« zustandekommen, die bei günstigen Objekten in der Metaphase der I. Reifungsteilung, sonst aber nirgends, vorgefunden werden (vgl. Schreiner 06 *a*, Figg. 48—54 von *Tomopteris*, 06 *b*, Figg. 22, 24 u. 27 von *Salamandra*, Fig. 72 *f* von *Spinax*).

Alle die von Bonnevie beschriebenen Ringe gehören der ersteren Kategorie; die typischen, bivalenten Ringe aber hat die Verfasserin nicht beobachtet.

Suchen wir jetzt zum Schluss aus den Arbeiten Bonnevie's herauszufinden, auf welche Beobachtungen sie das grösste Gewicht für die Beurteilung des Schicksals der Chromosomen legt, so finden wir, dass ihre Hypothese von der Natur der Chromatinreifung in letzter Instanz auf eine nach Ablaufe der Reifungsteilungen noch vorhandene Doppelheit der Chromosomen fusst.

Weder die Beobachtungen Bonnevie's von dem Vorhandensein einer solchen Doppelheit der Chromosomen, noch ihr Versuch, dieselbe mit der in der I. Reifungsteilung sichtbaren zu vergleichen, sind neu; vielmehr gibt es schon über diese Frage eine ganze kleine Literatur, die aber von Bonnevie nur geringe Beachtung gefunden hat.

Eine Doppelheit der Chromosomen der Telophase wurde wohl zum ersten Mal von Ed. Van Beneden (83) in der I. Furchungsteilung von *Ascaris* beobachtet, und ist seitdem von mehreren Forschern wiedergefunden, wir nennen hier nur Flemming (87), Hof (98) und Merriman (04). Von der letzteren Verfasserin wurde diese Doppelheit eben mit der in den verschiedenen Phasen der I. Reifungsteilung zum Vorschein kommenden zusammengestellt. Grégoire und Wygaerts (03) gelang es zuerst, die Natur dieser Doppelheit aufzuklären, indem sie dieselbe auf die Auflockerung der Chromosomen in den jungen Kernen zurückzuführen vermochten. Ihre Beobachtungen sind später von mehreren Forschern bestätigt worden (Kowalski, 04; Berghs, 04; Strasburger, 05; Schreiner, 06, *a*—*b*).

Es kann wohl kaum zweifelhaft sein, dass die Doppelheit, die Frl. Bonnevie an den Chromosomen der Telophasen der Bindegewebszellen und auch an denen der jungen Vorkerne geschildert und, wohl stark schematizierend, abgebildet hat (vgl. Figg. 145 und 151), derselben Natur ist, wie die von den oben erwähnten Forschern beobachtete; hier haben wir ja eben mit jungen Chromosomen zu tun, die im Begriff sind, sich durch die Kerne zu verteilen. Was aber die Doppelheit betrifft, die

Bonnevie so auffallend deutlich an den Tochterchromosomen der II. Reifungsteilung in ihren Figg. 141—142 wiedergegeben hat, so kann es vielleicht mehr zweifelhaft sein, ob auch sie auf dieselbe Weise zu erklären ist, denn die Chromosomen der reifen Geschlechtszellen von *Enteroxenos* erleiden, wovon wir uns selbst überzeugt haben, nicht gleich nach dem Ablaufe der II. Reifungsteilung, sondern erst bei der Vorkernbildung, eine wirkliche Auflockerung. Obwohl nach unseren Erfahrungen Frl. Bonnevie in ihren Zeichnungen die Deutlichkeit der an den Tochterchromosomen der II. Reifungsteilung sichtbaren Doppelheit stark übertrieben hat, so wollen wir doch nicht völlig in Abrede stellen, dass bei *Enteroxenos* an den jungen Chromosomen der Anaphasen, sowohl der der II. Reifungsteilung, als der anderer Teilungen, in gewissen Fällen eine schwach ausgesprochene Längslichtung zum Vorschein kommen kann, ähnlich wie wir es früher von *Myxine* (05, p. 247) beschrieben[1], hie und da auch bei anderen Objekten andeutungsweise gesehen haben. Worauf diese, wenig hervortretende Längslichtung der eben geteilten Chromosomen eigentlich beruht, ob sie als eine optische Täuschung oder als das Resultat einer Zugwirkung aufzufassen ist, oder ob sie doch das erste Zeichen der Auflockerung der Chromosomen darstellt, das dürfen wir nicht sagen. Eine Bedeutung, wie sie ihr Frl. Bonnevie zugeteilt hat, darf dieser Längslichtung aber sicherlich nicht beigelegt werden.

Unsere Untersuchungen über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen von *Enteroxenos* haben, wie oben dargelegt, als Resultat ergeben, dass der Reifungsprozess bei dieser Schnecke nach dem *Tomopteris*-Typus verläuft.

Es erübrigt uns jetzt nur, auf den Reifungsvorgang bei anderen Mollusken einen Blick zu werfen.

Da bekanntlich Grégoire (05) eine eingehende Darstellung der ganzen einschlägigen Literatur gegeben hat, können wir uns kurz fassen und uns auf einige Hinweise der wichtigsten früheren Arbeiten beschränken.

[1] Auch wir waren während unserer ersten Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtszellen von *Myxine* eine Zeitlang von dem Gedanken eingenommen, diese Längslichtung der Tochterchromosomen der II. Reifungsteilung könnte auf die Konjugation zurückzuführen sein. Unsere weiteren Untersuchungen zeigten uns aber bald, dass eine solche Möglichkeit sehr geringe Wahrscheinlichkeit für sich hatte (vgl. Schreiner, 05, p. 269—70). Frl. Bonnevie (06, p. 389) weist auf unsere Erörterungen über diese Frage hin und meint in ihnen eine gewisse Stütze für ihre Hypothese zu haben.

Zuerst erwähnen wir dann, dass Meves (02) bei *Paludina* das Schicksal der bivalenten Schlingen in vollkommen ähnlicher Weise schildert, wie wir dasselbe bei *Enteroxenos* vorgefunden haben. Dieser Verfasser hebt auch die Übereinstimmung, die mit Rücksicht auf den Verlauf des Reifungsvorgangs zwischen *Paludina* und *Salamandra* besteht, hervor.

Noch klarer ergibt sich das Verhalten der bivalenten Chromosomen in den Reifungsteilungen aus den Schilderungen und Abbildungen von Nekrasoff (03) und Janssens u. Elrington (04). Diese Verfasser finden in der I. Reifungsteilung äusserst charakteristische, längsgeteilte, ring- oder doppelbügelförmige Chromosomen, deren Spalthälften in der I. Reifungsteilung von einander getrennt, in der II. aber längsgeteilt werden. Ihre Bilder stimmen vollkommen mit den von uns, sowohl bei *Enteroxenos*, wie besonders bei *Tomopteris* und *Salamandra* gefundenen überein[1].

Auch die Resultate, zu denen Conclin (02) durch seine Untersuchungen über den Reifungsprozess von *Crepidula* gelangt ist, lassen sich zwanglos mit den unsrigen in volle Übereinstimmung bringen, wie es aus einer Betrachtung seiner Figg. 8, 11—12 und 27—33, sowie seiner Schemata (p. 11 u. 13) klar hervorgehen wird.

Wir meinen es dann jetzt als sicher ansehen zu dürfen, dass der Reifungsprozess der Geschlechtszellen bei den Schnecken im Allgemeinen nach dem Tomopteris-Typus verläuft.

[1] Wie Frl. Bonnevie (06, p. 389), mit Kenntnis von den Arbeiten dieser Forscher es »sehr wahrscheinlich« finden kann, »dass die Verhältnisse bei den übrigen Mollusken in derselben Weise zu deuten sind, wie bei *Enteroxenos*« (nach ihrer Auffassung), ist uns schwer verständlich.

Anhang.

Über die Nomenklatur der Entwicklungsperioden der Geschlechtszellen.

Wenn sich die Theorie von der Einheitlichkeit des Reifungsvorgangs der Geschlechtszellen siegreich durchdrängen wird, dann müssen ganz natürlich die ungleichartigen, oft recht willkürlichen und komplizierten Bezeichnungen der verschiedenen Stadien dieses Vorgangs, die sich in älteren und neueren Schriften über dies Thema finden, einer adäquateren Nomenklatur den Platz geben.

Wir erlauben uns an dieser Stelle eine solche einfache Nomenklatur, die eigentlich nur eine, dem gegenwärtigen Stande unseres Wissens angepasste Modifikation der alten eingebürgten darstellt, in Vorschlag zu bringen[1].

Die Entwicklung der Geschlechtszellen fällt in zwei Hauptperioden:

I. **Die Vermehrungsperiode** und
II. **Die Reifungsperiode**.

Diese letztere zerfällt wieder in mehrere Perioden:

A. *Die Konjugationsperiode*,

die in drei Abschnitte eingeteilt werden kann:

1. Die Einleitungsphase der Konjugation (vom Endstadium der letzten Teilung der Vermehrungsperiode bis zur Bildung der bivalenten Schlingen. Diese Phase fällt ungefähr mit dem «Synapsisstadium« der Autoren zusammen).

2. Die Konjugationsperiode in engerem Sinne (Stadium der bivalenten Schlingen).

3. Die Endphase der Konjugation (Lösung der Konjugation mit Bildung der bivalenten Ringe oder Doppelbügel).

---

[1] Wir haben in unseren letzteren Arbeiten die hier vorgeschlagenen Bezeichnungen in Anwendung gebracht, doch haben einige von ihnen allmählich gewisse Modifikationen erlitten.

B. *Die Wachstumsperiode,*

in der Nährmaterial, teils für die spätere Entwicklung der Geschlechtszellen selbst (männliche Geschlechtszellen gewisser Objekte), teils für die erste Entwicklung des neuen Individuums (weibliche Geschlechtszellen) abgelagert wird.

C. *Die Periode der Reifungsteilungen.*

1. Die I. Reifungsteilung. (Die Reduktionsteilung)[1].
2. Die Interkinese (Grégoire).
3. Die II. Reifungsteilung[2].

D. *Die Periode der Umbildung*

der Geschlechtszellen. (Gehört nur den männlichen Geschlechtszellen).

Christiania, im Oktober 1906.

[1]—[2] Die Bezeichnungen heterotypisch und homöotypisch scheinen uns überflüssig.

Literatur.

Beneden, Ed. Van (83): Recherches sur la maturation de l'oeuf et la fécondation. *Arch. de Biol.*, t. 4.

Berghs, J. (04): La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétal. II. *La Cellule*, t. 21.

Bonnevie, K. (02): Enteroxenos östergreni, ein neuer, in Holothurien schmarotzender Parasit. *Zool. Jahrb.* Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 15.

—»— (05): Das Verhalten des Chromatins in den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. *Anat. Anz.* Bd. 26.

—»— (06): Untersuchungen über Keimzellen. 1. Beobachtungen an den Keimzellen von Enteroxenos östergreni. *Jen. Zeitschr.* Bd. 41.

Boveri, Th. (04): Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns. Jena.

Conclin, Edw. G. (02): Karyokinesis and Cytokinesis in the Maturation, Fertilization and Cleavage of Crepidula and other Gasteropoda. *Journ. Acad. Nat. Sc. Philad.* Ser. 2, Vol. 12.

Flemming, W. (87): Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 29.

Grégoire, V. et Wygaerts, A. (03): La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. *La Cellule*, t. 21.

Grégoire, V. (05): Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes, (Premier mémoire). Revue critique de la littérature. *La Cellule*, t. 22.

Hof, A. C. (98): Histologische Studien an Vegetationspunkten. *Bot. Centralbl.* Bd. 76.

Janssens, F. A. et Elrington, G. A. (04): L'élément nucléinien pendant les divisions de maturation dans l'oeuf de l'Aplysia punctata. *La Cellule*, t. 21.

Kowalski, J. (04): Reconstitution du noyau et formation des Chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de salamandre. *La Cellule*, t. 21.

Meriman, M. L. (04): Vegetative celldivision in Allium. *Bot. Gaz.* Vol. 37.

Meves, Fr. (02): Ueber oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entstehung nach Beobachtungen an Paludina und Pygaera. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 61.

Montgomery, Jr. Th. H. (04): The Maturation Phenomena of the Germ Cells. *Biol Bull.* Vol. 6.

Murray, J. A. (98): Contributions to a knowledge of the Nebenkern in the Spermatogenesis of Pulmonata. Helix and Arion. *Zool. Jahrb.* Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. 11.

Nekrasoff, A. (03): Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Eies von Cymbulia peronii. *Anat. Anz.* Bd. 24.

Rabl, C. (85): Ueber Zellteilung. *Morphol. Jahrb.* Bd. 10.

Schreiner, A. (06): Om chromatinreduktionen i sexualcellerne. *Nyt Magazin f. Naturvidenskaberne.* Bd. 44.

Schreiner, A. u. K. E. (04): Die Reifungsteilungen bei den Wirbeltieren. Ein Beitrag zur Frage nach der Chromatinreduktion. *Anat. Anz.* Bd. 24.

—»— (05): Ueber die Entwickelung der männlichen Geschlechtszellen von Myxine glutinosa. I—II. *Arch. de Biol.*, t. 21.

Schreiner A. u. K. E. (06 a): Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis. *Arch. de Biol.*, t. 22.

—»— (06 b): Neue Studien. II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa. *Arch. de Biol.*, t. 22.

—»— (06 c): Neue Studien. III. Die Reifung der Geschlechtszellen von Ophryotrocha puerilis. *Anat. Anz.* Bd. 29.

Strasburger, E. (05): Typische und allotypische Kernteilung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 42.

Erklärung der Figuren.

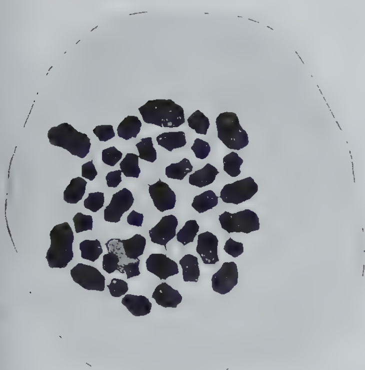
Sämtliche Zeichnungen sind mit Zeiss' Apochromat 1.5 mm. und Ocular 8, Tubuslänge: 160 mm., unter Benutzung des Abbe'schen Zeichenapparates auf Arbeitstischhöhe entworfen.

Alle Zeichnungen wurden nach Präparaten ausgeführt, die mit Eisen-Hämatoxylin gefärbt waren. Als Fixierungsmittel sind die Gemische von Hermann, Flemming und Tellyesnicki und vor allem Formalin-Eisessig benutzt.

Fig. 1. Aequatorialplatte einer Gewebszelle mit 42 Chromosomen.
» 2. Oozyte, kurz nach dem Eintreten der Konjugation.
» 3. Oozyte, gegen das Ende der Konjugationsperiode.
» 4. Oozyte, Lösung der Konjugation.
» 5. Kern einer Oozyte aus dem Anfang der Wachstumsperiode, vom Gegenpole gesehen.
» 6. Oozyte aus dem Anfang der Wachstumsperiode, der Ovarialwand ansitzend.
» 7. Kern einer Oozyte, kurz vor der Lösung von der Ovarialwand.
» 8. Doppelchromosom einer Oozyte aus dem Ovidukt.
» 9. Kern einer Oozyte aus dem Ovidukt.
» 10. Kern einer Oozyte aus der Zentralhöhle, von der Oberfläche gesehen.
» 11. Kern einer Oozyte in beginnender Prophase.
» 12. Doppelchromosomen, aus mehreren Oozyten der Zentralhöhle zusammengestellt.
» 13. Bild aus der Prophase der I. Reifungsteilung einer Oozyte.
» 14. Doppelchromosomen aus der späten Prophase der I. Reifungsteilung, aus mehreren Oozytenkernen zusammengestellt.
» 15. Doppelchromosomen aus der Metaphase der I. Reifungsteilung einer Oozyte.
» 16. Spermatozyte, Lösung der Konjugation.
» 17. Spermatozyte, etwas späteres Stadium, Oberflächenbild des Kerns.
» 18. 4 Spermatozyten aus der beginnenden Prophase der I. Reifungsteilung.
» 19. 2 Doppelchromosomen aus demselben Stadium wie Fig. 18.
» 20. Spermatozyte, Prophase der I. Reifungsteilung.
» 21. 5 Doppelchromosomen aus der späten Prophase der I. Reifungsteilung, aus 2 Spermatozytenkernen zusammengestellt.
» 22. Doppelchromosomen aus dem Endstadium der Prophase der I. Reifungsteilung, aus mehreren Spermatozytenkernen zusammengestellt.
» 23. Spermatozyte, Aequatorialplatte der I. Reifungsteilung mit 21 Doppelchromosomen.
» 24. I. Richtungsteilung, Telophase.
» 25. Abschnürung der I. Polozyte.
» 26 a. Tochterplatte der I. Reifungsteilung im Ei.
b. Einzelchromosom der Tochterplatte der Polozyte I.

Fig. 27. Spermatozyte, frühe Interkinese.
» 28. Spermatozyte, spätere Interkinese.
» 29. 2 Spermatozyten aus der späten Prophase der II. Reifungsteilung; a u. b dieselbe Zelle aus zwei Nachbarschnitten gezeichnet.
» 30. II. Richtungsspindel.
» 31 a. 4 Chromosomen aus der beginnenden Anaphase der II. Richtungsteilung.
b. Einzelchromosom aus der Aequatorialplatte der II. Richtungsspindel.
» 32. Chromosomen aus der I. Furchungsteilung.

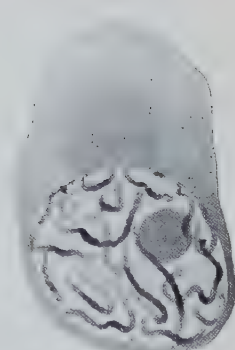
Gedruckt am 21. Mai 1907.



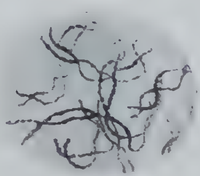
1.



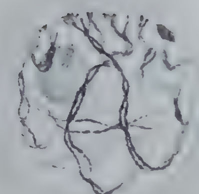
2.



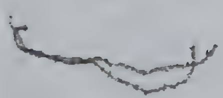
3.



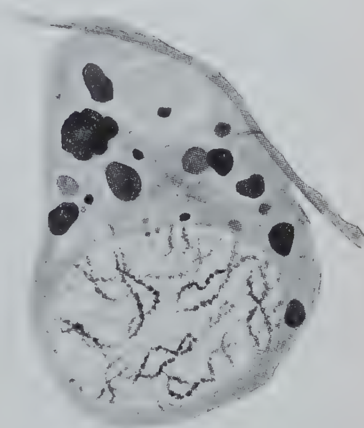
5.



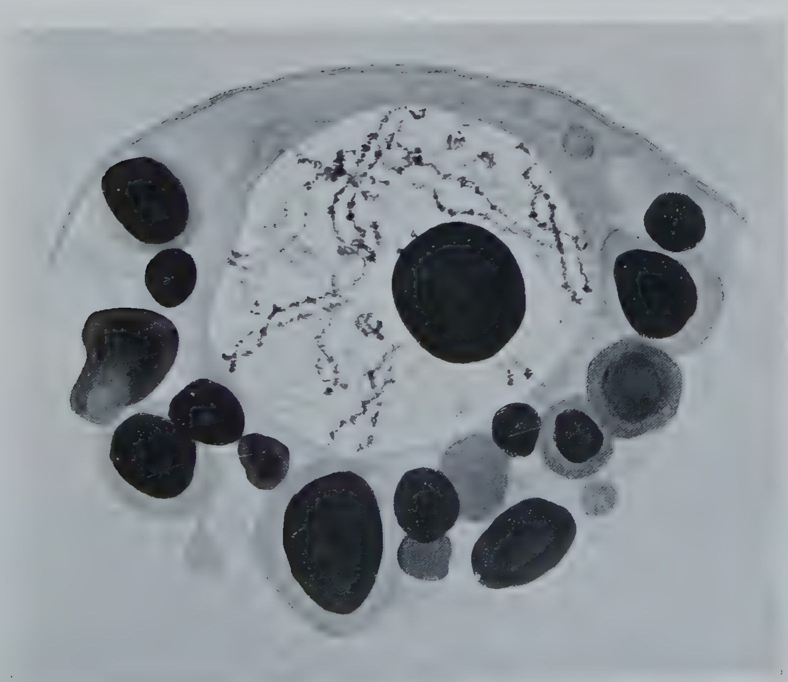
4.



8.

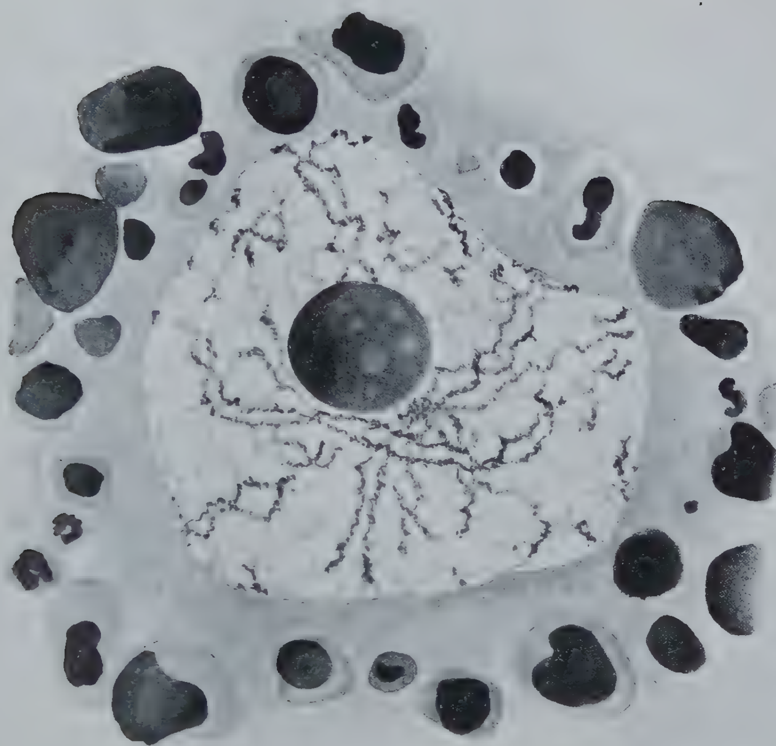


6.

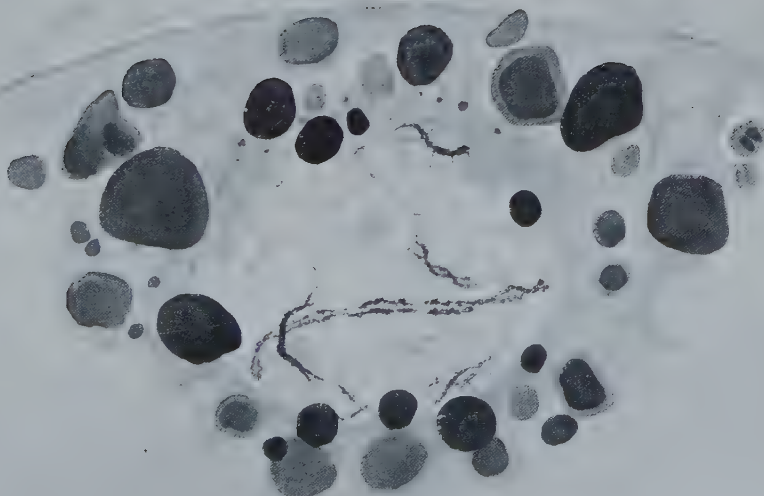


7.

SCHREINER DEL.

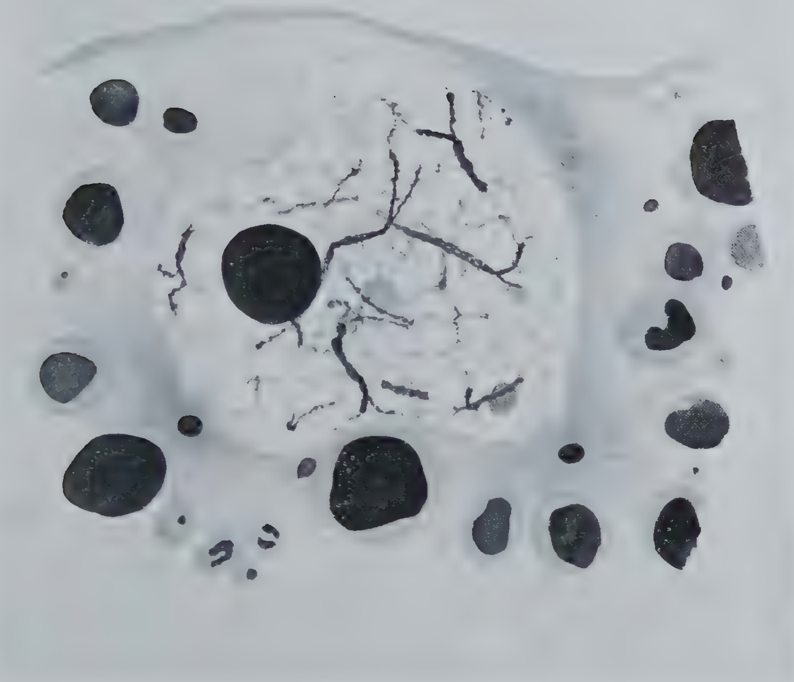


9.

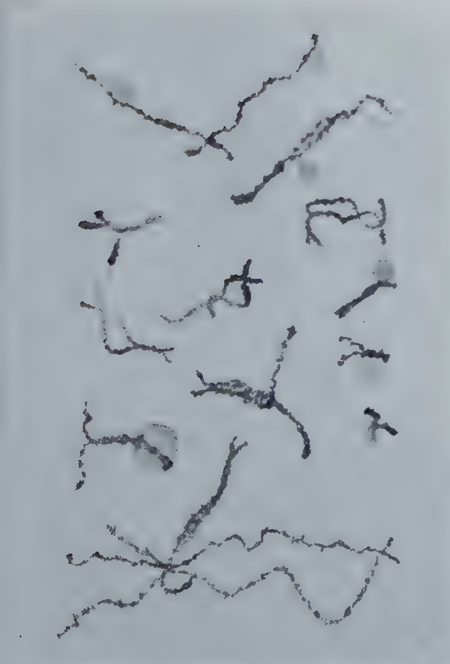


10.

SCHREINER DEL.



11.

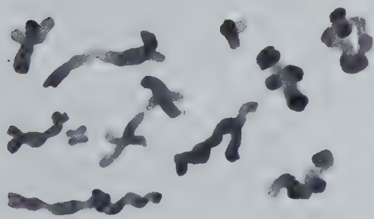


12.



13.

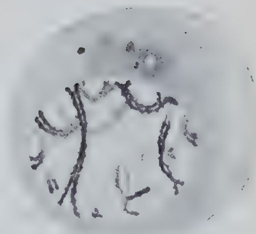
Schreiner del.



14.



15.



16.





18.

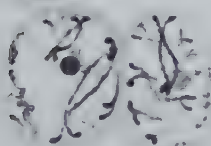


20.



21.





17.



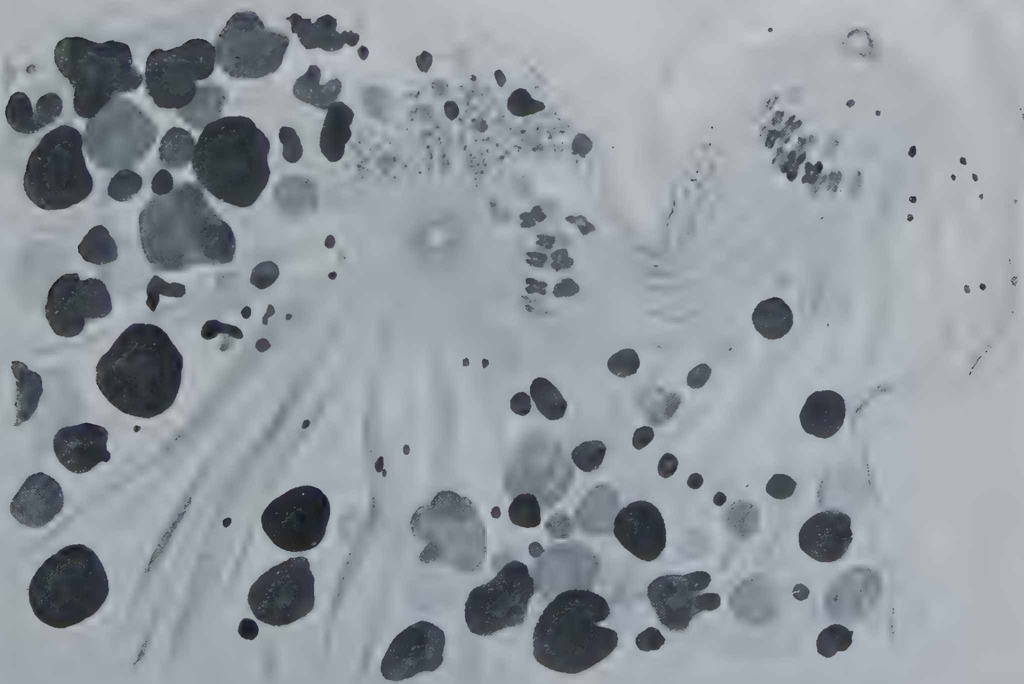
19.



22.

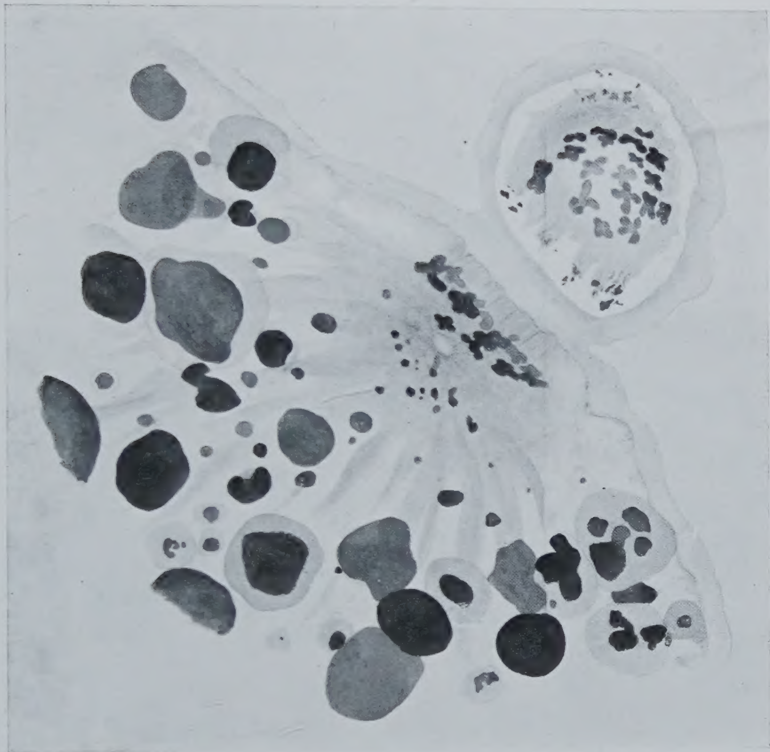


23.



24.

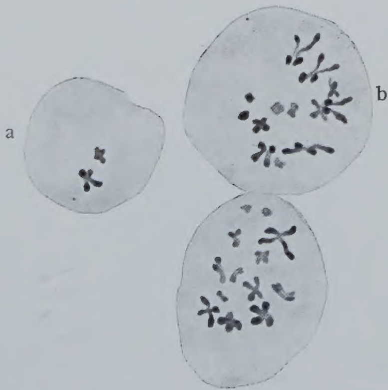
CHREINER DEL.



25.

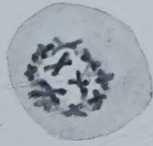


a 26. b





27.

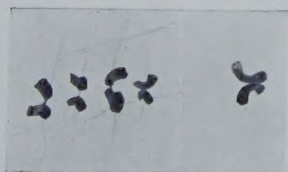


28.

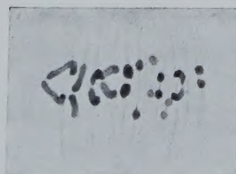
29.

SCHREINER DEL.

30.



a 31. b



32.

hreiner del.